

## REMOCIÓN DE SEMILLAS POR HORMIGAS (HYMENOPTERA: FORMICIDAE) EN UN GRADIENTE BORDE - INTERIOR DE UN BOSQUE SECO

**Oscar Ascuntar-Osnas**

*Universidad del Valle, Departamento de Biología, Sección Entomología. Apartado Aéreo 25360. Cali, Colombia; correo electrónico: askuntar.osnas@gmail.com*

**Inge Armbrecht**

*Grupo Ecología de Agroecosistemas y Hábitats Naturales (GEAHNA), Grupo Biología, Ecología y Manejo de Hormigas (BEMH), Universidad del Valle, Cali, Colombia.*

**Alba Marina Torres G.**

*Grupo Ecología y Diversidad Vegetal, Universidad del Valle, Cali, Colombia.*

### RESUMEN

Las hormigas cumplen un papel importante en la post-dispersión de semillas, siendo por tanto agentes funcionales posiblemente de suma importancia. Aunque esta actividad se ha estudiado en diferentes escenarios ecológicos (*e.g.* bosques, pastizales), los resultados son contrastantes cuando se analiza el borde versus el interior de bosque. Se evaluó la remoción de semillas en cuatro transectos a lo largo de un gradiente espacial borde - interior de bosque y una estrategia para promover la remoción de semillas de una especie de interés en la restauración, en el Parque Regional Natural (PNR) El Vínculo (Valle, Colombia), un bosque seco en proceso de regeneración natural. Se observaron 15 especies de hormigas que interactuaron con las semillas de *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae), en su mayoría hormigas generalistas y propias de hábitats abiertos. La remoción de semillas fue mayor cuando éstas fueron impregnadas con aceite de atún (42,6%), contrario a las semillas control sin aceite (4,5%). No se observaron diferencias en la remoción de semillas a lo largo del gradiente espacial borde-interior evaluado. Se interpreta que la fase de sucesión en que se encuentra el bosque estudiado es insuficiente para que se refleje en diferencias funcionales a través del gradiente de borde. Se concluye que, en el bosque de El Vínculo, no se evidencia un efecto de borde sobre la remoción de semillas, no obstante, se presenta un cambio en la frecuencia de observación de la hormiga dominante (*Wasmannia auropunctata*) en todo el gradiente espacial evaluado.

**Palabras clave:** *Wasmannia auropunctata*, dispersión secundaria, competencia en Formicidae.

### ABSTRACT

Ants have important roles in the post-dispersion of seeds and are therefore functional agents of utmost importance. Although this activity has been studied in different ecological scenarios (*e.g.* forests, grasslands), the results are contrasting when analyzing the edge versus interior in forests. This study evaluated the removal of seeds in four transects along a spatial gradient edge-interior of forest and a strategy to promote the removal of seeds of a species of interest in restoration, in the Natural Regional Park (PNR) El Vínculo, Colombia, a dry forest in process of natural regeneration. 15 species ants interacted with the seeds of *Guazuma ulmifolia* (Malvaceae), mostly generalist ants and of open habitats. The removal of seeds was greatest when these were impregnated with oil of tuna (42.6%), contrary to the seeds control without oil (4.5%). There were no differences in the removal of seeds along the evaluated spatial gradient edge-interior. It is interpreted that the studied forest is undergoing a phase of succession, which is still insufficient to reflect differences functional through the gradient of edge. It is concluded that, El Vínculo forest does not have evidence of an edge effect on the removal of seeds by ants. Nevertheless, the forest shows a change in the frequency of the dominant ant (*Wasmannia auropunctata*) moving the seeds in the evaluated spatial gradient.

**Key words:** *Wasmannia auropunctata*, secondary dispersal, competition in Formicidae.

## INTRODUCCIÓN

Una de las consecuencias más evidentes de la fragmentación de los ecosistemas naturales es la susceptibilidad de los fragmentos de bosque a los efectos negativos de sus bordes (Murcia 1995). En la actualidad, el concepto de “efecto borde” comprende diversos mecanismos que dependen de la variable de estudio, la escala espacial y el organismo (Lidicker 1999, López-Barrera 2004). En este último caso, la percepción de un borde depende del tipo de organismo de estudio, que se particulariza para una especie y es más o menos permeable dependiendo del sexo, edad y tamaño poblacional (Tallmon & Mills 2004). No obstante, y a nivel general, se ha documentado menor uso del área y mayor mortalidad de fauna o flora cerca del borde con respecto al interior del bosque (Chen *et al.* 1992, Mills 1995, Aragón *et al.* 2015), además, de la consecuente reducción del área del fragmento (Gascón *et al.* 2000).

En general, se ha sugerido que la reducción de hábitat y la presencia de bordes puede influir en las interacciones planta-animal, principalmente asociadas a procesos como la polinización, reclutamiento de plántulas, depredación y dispersión de semillas (Aizen & Feinsinger 1994, Jules & Rathcke 1999, Ness 2004). La dispersión de semillas es una de las interacciones mutualistas más interesantes en ecología (Bronstein *et al.* 2006, Schupp *et al.* 2010, Servigne & Detrain, 2008) debido a que podría llegar a tener implicaciones muy importantes en procesos como la dinámica y la estructura de la vegetación y la restauración ecológica (Schupp *et al.* 2010). No obstante, existe poca información sobre la dispersión de semillas en los bordes y ésta tiene resultados diversos (Murcia 1995, Jones *et al.* 2003, Ness 2004, Trucco & Caziani 2008). Algunos estudios sugieren que los bordes resultan particularmente atractivos para las aves frugívoras (Dale *et al.* 2000); otros estudios han encontrado que la depredación de semillas post-dispersión es menor en el borde que en el interior del bosque (Restrepo & Vargas 1999) o, por el contrario, la depredación es mayor cerca del borde (Jules & Rathcke 1999, Jones *et al.* 2003). Además, también se ha encontrado que la presencia de bordes puede afectar la identidad de los agentes de remoción y/o depredación, debido a la tolerancia que pueden presentar dichos organismos a las variaciones

ambientales de los bordes (Dale *et al.* 2000, Ness 2004, Penido & Fortunato 2015).

Para el caso particular de las hormigas, estos insectos pueden actuar como dispersoras (primarias o secundarias) de semillas (Oliveira & Koptur 2017) y se ha encontrado que éstas remueven una mayor cantidad de semillas en áreas cercanas a los bordes comparadas con el interior (Christianini & Oliveira 2013). No obstante, la remoción o movimiento de la semilla puede resultar en dos alternativas, que dependerán de la identidad de las especies con que ocurra esta interacción. Hormigas generalistas, abundantes en los bordes remueven las semillas, pero actúan como depredadoras de semillas, mientras que otras especies más especialistas (normalmente del interior de bosque) remueven las semillas sin necesariamente depredarlas, por lo que podrían ser consideradas buenas dispersoras (Christianini & Oliveira 2013). Este estudio buscó evaluar si el borde afecta la remoción de semillas y la identidad de las hormigas asociadas a esta acción a lo largo de un gradiente desde el interior del bosque hacia el borde, en un parche de bosque seco tropical del centro del valle geográfico del río Cauca, Colombia. Además, buscó evaluar una posible estrategia para promover la remoción en especies vegetales que han perdido su dispersor primario, donde las hormigas podrían mediar en este proceso (Escobar *et al.* 2007). Teniendo en cuenta lo anterior, se esperaba mayor remoción de semillas cerca a los bordes y un cambio en la identidad de las hormigas dispersoras a lo largo del gradiente borde – bosque (Ness 2004).

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El Parque Natural Regional El Vínculo está localizado en jurisdicción del municipio de Guadalupe de Buga, en el corregimiento El Vínculo (3°50'4,3"N y 76°18'0,8"W), Departamento del Valle del Cauca, Colombia, en un rango altitudinal de 900-1000 m. Presenta un régimen de precipitación bimodal, con dos trimestres secos (dic.-ene.-feb. y jun.-jul.-ago.) y dos lluviosos (mar.-abr.-may. y sep.-oct.-nov.). La precipitación anual de la zona oscila entre 1800 y 1200 mm, con una temperatura promedio superior a los 25°C, alcanzando temperaturas máximas

de 38°C (Parra 1994). El Parque tiene una extensión de 70 ha y se caracteriza por poseer un bosque secundario en regeneración con zonas aledañas de cultivos de caña de azúcar, potreros y áreas con asentamiento humano (Arcila 2007). Las especies dominantes en el parque son: *Eugenia procera*, *Amirys pinnata*, *Pithecellobium lanceolatum*, *Guapira* sp. y *Guazuma ulmifolia* (Torres *et al.* 2012). Por sus características climáticas y tipo de vegetación el área corresponde a la zona de vida bosque seco tropical (Holdridge 1967).

### Especie vegetal

Se utilizaron semillas de *Guazuma ulmifolia* Lam. (Malvaceae), árbol característico de los estadios iniciales de la sucesión, presenta una altura promedio de 15 metros. *G. ulmifolia* presenta una floración constante y una infrutescencia oscura la cual contiene aproximadamente entre 10 y 20 semillas. Algunos mamíferos medianos consumen los frutos de *G. ulmifolia* para luego expulsar las semillas (Janzen 1982) y en la actualidad es considerada como una especie de importancia en los programas de reforestación debido a su rápido crecimiento (Manríquez-Mendoza *et al.* 2011).

### Diseño del experimento

En el bosque El Vínculo se establecieron cuatro transectos, los cuales fueron muestreados tres veces durante 12 días (un día por transecto) en diciembre de 2015. En cada transecto se ubicaron 14 estaciones de muestreo distanciadas entre sí por 12,5 metros, exceptuando la última estación, la más interna del bosque, la cual estaba separada por 100 metros, para un total de 56 estaciones en los cuatro transectos. Las estaciones fueron ubicadas hasta los 25 metros fuera del borde y hasta los 200 metros al interior del bosque. En cada estación y de forma perpendicular con respecto al sentido del transecto se ubicaron dos depósitos de semillas separados entre sí por 10 m y se ofrecieron dos tratamientos, uno de semillas impregnadas con aceite de atún (*i.e.* 56) y otro de semillas control sin aceite (*i.e.* 56) de forma alternada. Cada depósito contenía 20 semillas, para un total de 1120 semillas ofrecidas por tratamiento y 2240 semillas ofrecidas en total para cada transecto.

Los depósitos de semillas consistieron en un círculo de papel bond de 10 cm de diámetro con 20 semillas de *Guazuma ulmifolia* cada uno. Cada depósito se cubrió con una malla plástica (tamaño del orificio 2 × 2 cm) para excluir la actividad de vertebrados u otro agente dispersor durante el periodo de evaluación. Los depósitos fueron expuestos en cada transecto durante la mañana (9:00 – 12:00). Se realizaron observaciones periódicas cada 30 minutos para cerciorarse que las hormigas efectivamente fueran los agentes de remoción. Al final de la jornada se registró el número de semillas removidas de cada depósito. Se tomó una muestra de hormigas cada vez que se observó interacción con las semillas, estas fueron conservadas en alcohol y trasladadas al laboratorio del Grupo de investigación en Biología, Ecología y Manejo de Hormigas de la Universidad del Valle.

Para la identificación de hormigas se utilizaron las claves taxonómicas de Palacio y Fernández (2003) para géneros; a nivel de especie se usaron las claves disponibles para los diferentes grupos (*e.g.* Longino 2012) y se comparó con la colección de referencia de hormigas del Museo de Entomología de la Universidad del Valle (MUSENUV). El material recolectado reposa en la colección de hormigas del MUSENUV.

### Análisis de datos

La diversidad de hormigas se evaluó utilizando dos medidas de diversidad verdadera. La primera, la diversidad de orden cero ( $^0D$ ) cuyo valor equivale a la riqueza de especies ( $^0D = S$ ). La segunda, la diversidad verdadera de orden 1 ( $^1D$ ) la cual corresponde al exponencial del índice de entropía de Shannon (Jost 2006). Los datos para las comparaciones fueron obtenidos a partir del número de especies removidas en cada transecto, en los tres muestreos realizados. Para detectar diferencias en la composición de especies de hormigas entre los transectos, se utilizó el análisis de similitud ANOSIM y posteriormente se calculó el porcentaje de disimilitud (SIMPER) para establecer cuáles especies son las que contribuyen a diferenciarlos. Finalmente, la proporción de semillas removidas en el gradiente espacial estudiado, se evaluó a partir de un modelo lineal generalizado (MLG), utilizando la distribución de Poisson como función de enlace, con el objetivo de establecer diferencias entre los transectos, los tratamientos y las distancias con respecto al bosque.

## RESULTADOS

### Riqueza de hormigas

Se encontraron 15 especies de hormigas interactuando con los depósitos de semillas, distribuidas en 13 géneros y cinco subfamilias (Tabla 1). Las Myrmicinas *Pheidole* y *Solenopsis* fueron los dos únicos géneros con dos especies, mientras que los otros géneros estuvieron representados por una sola especie. *Wasmannia auropunctata* (Myrmicinae) fue la hormiga con mayor frecuencia de observación. La riqueza total de hormigas ( $^0D$ ) encontrada en los transectos varió entre siete y nueve especies (T1= 9; T2= 7; T3= 9 y T4=9). La diversidad ( $^1D$ ) del transecto 1 fue mayor comparado con los otros tres transectos (T1= 7,60; T2= 2,17; T3= 2,87 y T4= 4,47).

El análisis de similitud (ANOSIM) mostró diferencias en la composición de especies entre los transectos ( $R_{global} = 0,35$ ;  $P = 0,017$ ) principalmente asociada a la baja frecuencia de observación de *W. auropunctata* en el transecto uno. En general, las especies que interactuaron

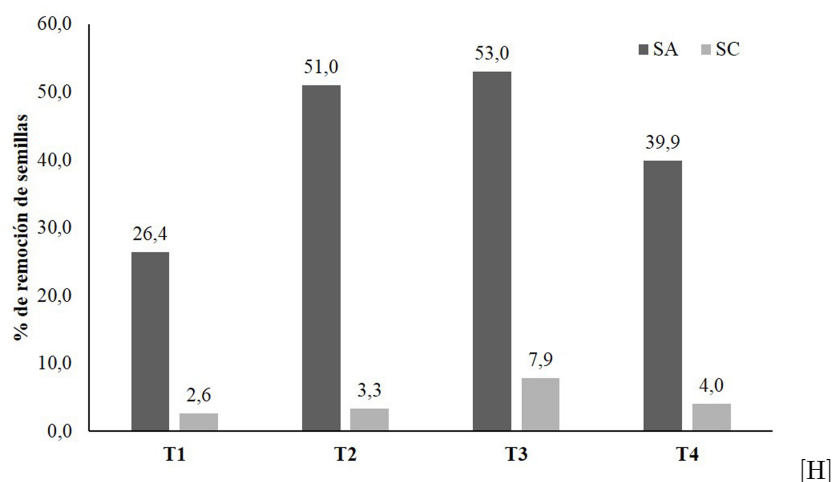
con las semillas fueron hormigas generalistas propias de hábitats abiertos (Tabla 1).

### Remoción de semillas

Las hormigas removieron el 23,5 % del total de las semillas ofrecidas durante los ensayos. Se observó mayor preferencia ( $P < 2,00 \times 10^{-16}$ ) en la remoción de semillas con aceite (42,6 %) comparado con el tratamiento control (4,5 %). Se observó un menor porcentaje de remoción de semillas, tanto en el tratamiento como en el control en el transecto uno comparado con el resto de transectos ( $P = 5,95 \times 10^{-10}$ ; Figura 1). No se encontró que la remoción de semillas fuera diferente a lo largo del gradiente espacial evaluado ( $P = 0,406$ , Figura 2), es decir desde el centro, a través del borde hacia la matriz (o viceversa). La remoción varió considerablemente en cada estación (Anexo 1) y estuvo estrechamente relacionada con la presencia de la especie *W. auropunctata* (Figura 3, 4).

**Tabla 1.** Composición y frecuencia de observación de hormigas en los depósitos de semillas de *Guazuma ulmifolia*, con dos tratamientos, semillas con aceite (SA) y semillas control sin aceite (SC) en el PNR El Vínculo, Colombia. (T1, T2, T3 y T4 son los transectos evaluados).

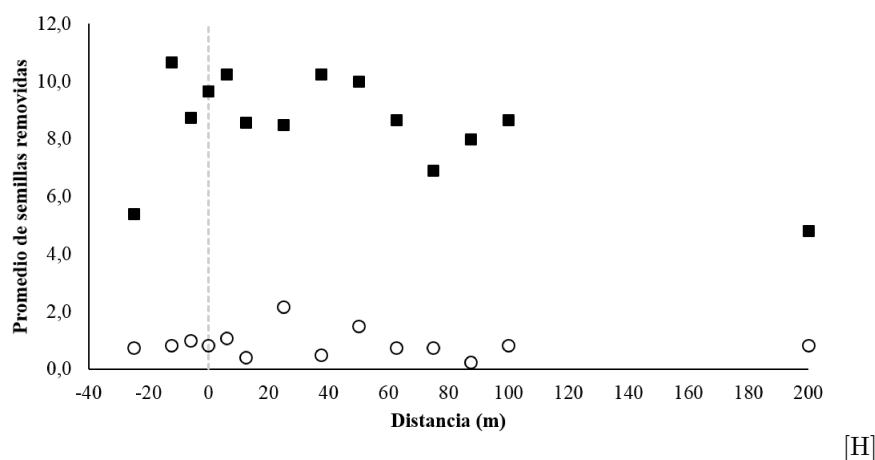
Familia y especie	T1	T2	T3	T4	SA	SC
<b>Dolichoderinae</b>						
<i>Azteca instabilis</i> (Smith, 1862)	1			1	X	
<i>Linepithema neotropicum</i> Wild, 2007	2					X
<b>Ectatomminae</b>						
<i>Ectatomma ruidum</i> (Roger, 1860)		2	1		X	
<i>Gnamptogenys striatula</i> (Borgmeier, 1957)		1			X	
<b>Formicinae</b>						
<i>Camponotus cf. linnaei</i> Forel 1886	2	1	1	2	X	X
<b>Myrmicinae</b>						
<i>Atta cephalotes</i> (Linnaeus, 1758)		1		1	X	
<i>Cardiocondyla minutior</i> Forel, 1899	2		1		X	
<i>Crematogaster carinata</i> Mayr, 1862	5		2		X	X
<i>Cyphomyrmex rimosus</i> (Spinola, 1851)			1		X	
<i>Pheidole radoszkowskii</i> Mayr, 1884	6	1	1	2	X	X
<i>Pheidole susannae</i> Forel, 1886	2	2	3	1	X	
<i>Solenopsis cf. picea</i> Emery, 1896	2				X	
<i>Solenopsis</i> sp1			1	1	X	
<i>Wasmannia auropunctata</i> (Roger, 1863)	6	37	30	16	X	X
<b>Pseudomyrmecinae</b>						
<i>Pseudomyrmex pallidus</i> (Smith, 1855)			1	1	X	
<b>Total</b>	28	45	40	27	14	5



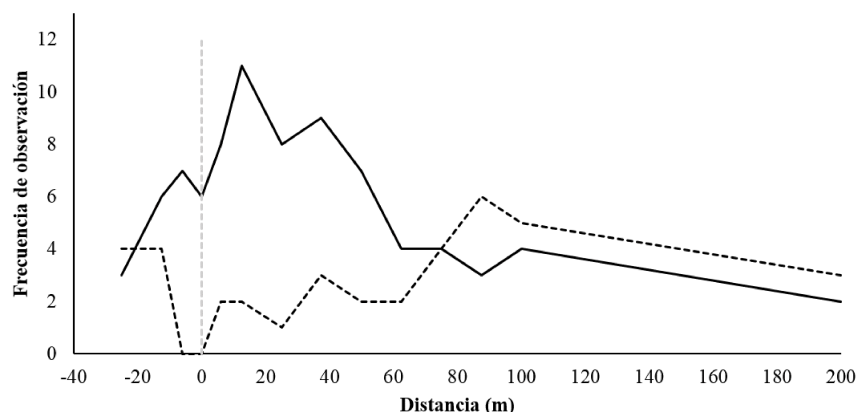
**Figura 1.** Porcentaje de remoción de semillas de *Guazuma ulmifolia* en los transectos evaluados en dos tratamientos, semillas con aceite (SA) y semillas control sin aceite (SC) en el PNR El Vínculo, Colombia. (T1, T2, T3 y T4 son los transectos evaluados).

Aunque *W. auropunctata* estuvo presente a lo largo de todo el gradiente espacial evaluado, su frecuencia disminuyó desde el borde hacia el interior del bosque ( $R^2 = 0,57$ ;  $F_{1,9} = 11,91$ ;  $P = 0,0072$ ;  $y = -0,0418x + 8,8563$ ) (Figura 3). Esta especie monopolizó el 24,4 % de los depósitos ofrecidos, siendo responsable de la remoción del 58 % de las semillas con aceite y 1,4 % en las semillas control (Figura 3 y 4). Por otra parte, se observó poca interacción

con otras especies de hormigas en los depósitos (2,4 %) la cual estuvo casi en su totalidad restringida en las estaciones cercanas al borde (Figura 4). Otras especies de hormigas que interactuaron con las semillas fueron *Linepithema neotropicum* y *Azteca instabilis*, que se encontraron solo en los depósitos más cercanos al interior de bosque en una baja frecuencia, al igual que hormigas con hábitats especializados como *Gnamptogenys striatula*.



**Figura 2.** Número promedio de semillas removidas por hormigas en un gradiente borde – interior de bosque en el PNR El Vínculo, Colombia. Los números negativos corresponden a las estaciones por fuera del bosque. Línea punteada indica el borde de bosque; cuadrados semillas con aceite y círculos semillas control.



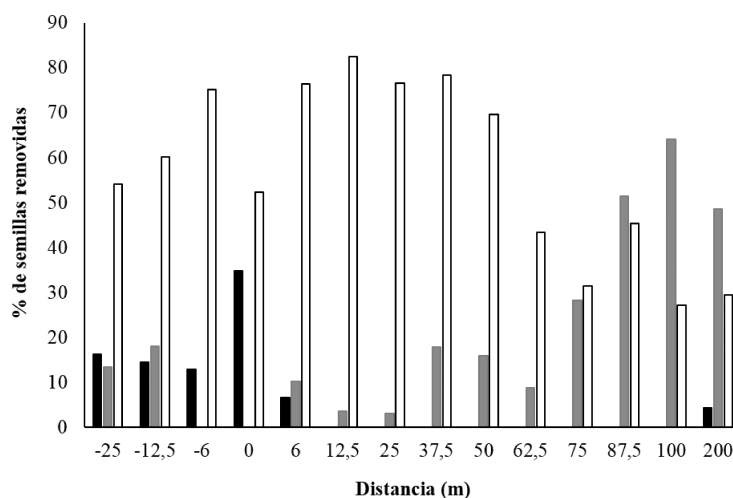
**Figura 3.** Frecuencia de observación de *W. auropunctata* (línea negra continua) y otras especies de hormigas (línea negra punteada) a lo largo del gradiente espacial borde – interior de bosque en el PNR El Vínculo, Colombia. Los números negativos corresponden a las estaciones por fuera del bosque. Línea punteada gris indica el borde de bosque.

## DISCUSIÓN

Este estudio no evidenció un efecto de borde en el movimiento de semillas, encontrándose que la distancia no afectó dicha acción. Se especula que este resultado está altamente influenciado por la presencia de *W. auropunctata* en el bosque de El Vínculo. Por tanto, la hipótesis principal enunciada al inicio de este estudio no fue soportada por los datos obtenidos. *W. auropunctata* presentó una alta abundancia y dominancia en los depósitos de semillas en los que se encontró, principalmente en las estaciones fuera y hasta aproximadamente 60 m al interior del bosque; Salguero *et al.* (2011) y López (2005) demostraron que a medida que su dominancia crece, tiende a ser unicolonial con baja agresividad entre colonias, adquiriendo características de invasora en hábitats altamente perturbados. Además, es considerada un indicador negativo de diversidad, presenta alta abundancia ante la ausencia de otras especies dominantes en las áreas que habita, principalmente en zonas de borde (Armbrecht & Ulloa-Chacón 2003, Arcila 2007, Achury *et al.* 2008, Achury *et al.* 2012). Por otra parte, este resultado “dominancia de *W. auropunctata*” puede estar influenciado también por el uso del aceite de atún en las semillas. Se ha encontrado que el uso de cebos de atún atrae generalmente hormigas que presentan en su mayoría hábitos alimenticios generalistas, siendo poco atractivos a especies con otras preferencias alimentarias (Bestelmeyer *et al.* 2000).

Sin embargo, este sesgo metodológico, puede permitirnos ver un escenario sobre la composición de la fauna de hormigas en el área. Los resultados muestran que en las estaciones más internas al bosque (70 m hasta 200 m) se observó una notable disminución en la frecuencia y uso del recurso por parte de *W. auropunctata* contrastado con un aumento en la aparición de otras especies de hormigas generalistas (e.g. *Pheidole* y *Solenopsis*). Este hallazgo podría estar evidenciando un cambio en la composición de hormigas (Arcila 2007), siendo consecuente con el proceso de sucesión vegetal que se observa en el bosque de El Vínculo, el cual se considera que se encuentra en un estado sucesional temprano (Torres *et al.* 2012).

Nuestro estudio también evidenció que promover la remoción de semillas usando como estrategia impregnarlas con aceite de atún fue eficiente, pues multiplicó alrededor de 10 veces la posibilidad de remoción por parte de las hormigas, sin embargo, esta metodología como se mencionó anteriormente sesga la identidad de las hormigas que interactuaran con los depósitos; hormigas generalistas fueron observadas con mayor frecuencia asociadas al proceso de remoción de semillas en el bosque de El Vínculo (Achury *et al.* 2008, Achury *et al.* 2012). Sin embargo, el destino (i.e. dirección, distancia) de las semillas puede ser incierto ya que muchas de estas hormigas actúan como depredadoras de semillas (Christianini & Oliveira 2013) y son poco eficientes en el proceso de dispersión (Ness 2004).



**Figura 4.** Porcentaje de semillas removidas por hormigas en un gradiente borde – interior de bosque en el PNR El Vínculo, Colombia. Barras blancas: *W. auropunctata*. Barras negras: Interacción *W. auropunctata* con otras especies de hormigas. Barras grises: Otras especies de hormigas.

La remoción de semillas juega un papel importante en la dinámica natural de las plantas, sin embargo, la pérdida de dispersores es un factor que afecta esta función en áreas perturbadas como el PNR El Vínculo. En el caso particular de *G. ulmifolia* sus dispersores primarios son vertebrados medianos (pecaríes, coaties, tapires e iguanas) en áreas boscosas, mientras que en áreas abiertas esta función es realizada por caballos y ganado (Janzen 1982). El bosque de El Vínculo, se encuentra inmerso en una matriz de cultivos de caña de azúcar, potreros y áreas con asentamiento humano (Gaviria-Ortiz & Henao-Bañol 2011) y pocos dispersores vertebrados son observados. Por tal razón, al menos para la especie vegetal evaluada, la estrategia de utilizar las hormigas como agentes de movimiento de semillas podría funcionar para promover la reforestación de áreas dentro del bosque.

En este estudio especies como *Camponotus* cf. *C. linnaei*, *Crematogaster carinata*, *L. neotropicum*, *Pheidole rodoszowskii* y hasta *W. auropunctata* se observaron interactuando con las semillas control (1,4 % del total de semillas removidas), evidenciando que las hormigas podrían en algún momento ser consideradas como agentes de remoción. Al igual que especies de *Pachycondyla* y *Odontomachus* que, aunque no se observaron en este trabajo se han registrado en la zona (Armbrecht 1995, Armbrecht

*et al.* 2001; Chacón de Ulloa *et al.* 2012) y se han considerado buenas dispersoras de semillas (Passos & Oliveira 2003, Almeida *et al.* 2013, Christianini & Oliveira 2013). Finalmente, se hace necesario determinar qué metodología es la más adecuada para promover la remoción efectiva de estas semillas, las cuales no presentan algún tipo de recompensa, por ejemplo, el diseño de un arilo artificial ha mostrado resultados positivos en hábitats perturbados (Henao *et al.* 2012) y establecer si ocurre depredación o se realiza una dispersión efectiva de las semillas removidas.

## AGRADECIMIENTOS

A Ecopetrol y la Universidad del Valle (Vice-rectoría de Investigaciones), quienes financiaron el presente estudio a través del macroproyecto “Los bordes como amortiguadores de la degradación de fragmentos de bosque seco tropical”(CI 7948). A Juan Carlos Abadía Lozano y Clara Inés Solís, por su ayuda en campo. A los evaluadores cuya revisión fue fundamental para mejorar la versión final del manuscrito y los aportes realizados por James Montoya y María Cristina Gallego. A la familia encargada de recibir a los visitantes en el parque de El Vínculo por su hospitalidad.

## LITERATURA CITADA

- Achury, R., A. Arcila & P. Ulloa-Chacón. 2008. Composición de hormigas e interacciones competitivas con *Wasmannia auropunctata* en fragmentos de bosque seco tropical. *Revista Colombiana de Entomología*, 34(2): 209-216.
- Achury, R., P. Chacón de Ulloa & A. Arcila. 2012. Effects of the heterogeneity of the landscape and the abundance of *Wasmannia auropunctata* on ground ant assemblages in a Colombia tropical dry forest. *Psyche*, doi:10.1155/2012/960475
- Aizen, M. & P. Feinsinger. 1994. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in Chaco dry forest, Argentina. *Ecology*, 75(2): 330-351.
- Almeida, F. S., A.J. Mayhe-Nunes & J.M. Queiroz. 2013. The importance of poneromorph ants for seed dispersal in altered environments. *Sociobiology*, 60(3): 229-235.
- Aragón, G., L. Abuja, R. Belinchón & I. Martínez. 2015. Edge type determines the intensity of forest edge effect on epiphytic communities. *European Journal of Forest Research*, 134(3): 443-451.
- Arcila, A. 2007. ¿Afecta la fragmentación la colonización por especies oportunistas? El caso de la hormiga *Wasmannia auropunctata* en parches de bosque seco tropical. Disertación doctoral. Universidad del Valle.
- Armbrrecht, I. 1995. Comparación de la mirmecofauna en fragmentos boscosos del valle geográfico del río Cauca, Colombia. *Boletín Museo Entomología Universidad del Valle*, 3(2): 1-14.
- Armbrrecht, I. & P. Ulloa-Chacón. 2003. The little fire ant *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) as a diversity indicator of ants in tropical dry forest fragments of Colombia. *Environmental Entomology*, 32(3): 542-547.
- Armbrrecht, I., I. Tischer & P. Chacón. 2001. Nested subsets and partition patterns in ant assemblages (Hymenoptera, Formicidae) of Colombian dry forest fragments. *Pan-Pacific Entomologist*, 77(3): 127-143.
- Bestelmeyer, B. T., D. Agosti, L.E. Alonso, C.R.F. Brandao, W.L. Brown Jr, J.H.C. Delabie & R. Silvestre. 2000. Field techniques for the study of ground-dwelling ants, Pp. 122-144. en *Ants: Standard Methods for Measuring and Monitoring Biodiversity* (D. Agosti, J.D. Majer, L.E. Alonso & T.R. Schultz, eds.). The Smithsonian Institution. EE.UU.
- Bronstein, J., R. Alarcón & M. Gerber. 2006. The evolution of plant-insect mutualisms. *New Phytologist*, 172(3): 412-428.
- Chacón de Ulloa, P., A.M. Osorio-García, R. Achury & C. Bermúdez-Rivas. 2012. Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) del Bosque seco Tropical (Bs-T) de la cuenca alta del río Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 3(2): 165-181.
- Chen, J., J.F. Franklin & T.A. Spies. 1992. Vegetation responses to edge environments in old-growth Douglas-Fir forests, *Ecological Applications*, 2(4): 387-396
- Christianini, A. & P. Oliveira. 2013. Edge effects decrease ant-derived benefits to seedlings in a neotropical savanna. *Arthropod-Plant Interactions*, 7(2): 191-199.
- Dale, S., K. Mork, R. Solvang & A. Plumptre. 2000. Edge effects on the understory bird community in a logged forest in Uganda, *Conservation Biology*, 14(1): 265-276.
- Escobar, S., I. Armbrrecht & Z. Calle. 2007. Transporte de semillas por hormigas en bosques y agroecosistemas ganaderos de los Andes Colombianos. *Agroecología*, 2: 65-74.
- Gaviria-Ortiz, F. G., & E.R. Henao-Bañol. 2011. Diversidad de mariposas diurnas (Hesperioidea-Papilionoidea) del Parque Natural Regional el Vínculo (Buga-Valle del Cauca). *Boletín Científico Museo Historia Natural*, 15(1): 115-133.
- Gascón, C., G. Williamson & G. Da Fonseca. 2000. Receding forest edges and vanishing reserves. *Science*, 288(5470): 1356-1358.



- Henao-Gallego, N., S. Escobar-Ramírez, Z. Calle, J. Montoya-Lerma. & I. Armbrrecht. 2012. An artificial aril designed to induce seed hauling by ants for ecological rehabilitation purposes. *Restoration Ecology*, 20(5): 555-560.
- Holdridge, L.R. 1967. Life zone ecology, 2nd ed. Tropical Science Center. San José, Costa Rica.
- Janzen, D. 1982. Natural history of guacimo fruits (Sterculiaceae: *Guazuma ulmifolia*) with respect to consumption by large mammals. *American Journal of Botany*, 69(8): 1240-1250.
- Jones, F.A., Ch.J. Peterson & B.L. Haines. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance, and species effects. *Biotropica*, 35(2): 219-225.
- Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2): 363-375.
- Jules, E. & S. Rathcke. 1999. Mechanisms of reduced *Trillium* recruitment along edges of old-growth forest fragments. *Conservation Biology*, 13(4): 784-793.
- Lidicker, W. 1999. Responses of mammals to habitat edges: an overview. *Landscape Ecology*, 14(4): 333-343.
- Longino, J. 2012. Hormigas de Costa Rica. disponible en: <http://academic.evergreen.edu/projects/ants> (Consultada 20.I.2016).
- López, M.P. 2005. Colonias de *Wasmannia auropunctata* (Roger) (Hymenoptera: Formicidae) composición y agresividad en biotopos con diferente grado de perturbación en el Valle del Cauca. Trabajo de grado. Universidad del Valle.
- López-Barrera, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas*, 13(1): 67-77.
- Manríquez-Mendoza, L., S. López-Ortiz, P. Pérez-Hernández, O. Ortega-Jiménez, Z. López-Tecpoyot, & M. Villarruel-Fuentes. 2011. Agronomic and forage characteristics of *Guazuma ulmifolia* lam. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 14(2): 453-463.
- Mills, L.S. 1995. Edge effects and isolation: red-backed voles on forest remnants. *Conservation Biology*, 9(2): 395-402.
- Murcia, C. 1995. Edge effects in fragmented forests: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, 10(2): 58-62.
- Ness, J.H. 2004. Forest edges and fire ants alter the seed shadow of an ant-dispersed plant. *Oecologia*, 138(3): 448-454.
- Oliveira, P.S. & S. Koptur. 2017 Ant-plant interactions. Impacts of humans on terrestrial ecosystems. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Palacio, E.E. & F. Fernández. 2003. Clave para las subfamilias y géneros. pp. 233-260, en: Introducción a las hormigas de la región neotropical (F. Fernández, ed.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá.
- Parra, G. 1994. Polinización de especies útiles de la estación biológica «El Vínculo» (Buga-Valle). *Cespedesia*, 20 (64-65): 47-86.
- Passos, L. & P.S. Oliveira. 2003. Interactions between ants, fruits and seeds in a restinga forest in south-eastern Brazil. *Journal of Tropical Ecology*, 19(3): 261-270.
- Penido, G., V. Ribeiro & D.S. Fortunato. 2015. Edge effect on post-dispersal artificial seed predation in the southeastern Amazonia, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 75(2): 347-351
- Restrepo, C. & A. Vargas. 1999. Seeds and seedlings of two Neotropical montane understory shrubs respond differently to anthropogenic edges and treefall gaps. *Oecologia*, 119(3): 419-426.
- Salguero, B., I. Armbrrecht, H. Hurtado & A. Arcila. 2011. *Wasmannia auropunctata* (Hymenoptera: Formicidae): ¿Unicolonial o multicolonial? en el Valle del río Cauca. *Revista Colombiana de Entomología*, 37(2): 279-288.
- Schupp, E., P. Jordano & J. Gómez. 2010. Seed dispersal effectiveness revisited: a conceptual review. *New Phytologist*, 188(2): 333-353.

- Servigne, P. & C. Detrain. 2008. Ant-seed interactions: combined effects of ant and plant species on seed removal patterns. *Insectes Sociaux*, 55(3): 220-230
- Tallmon, D. & S. Mills. 2004. Edge effects and isolation: red-backed voles revisited. *Conservation Biology*, 18(6): 1658-1664.
- Torres, A., J. Adarve, M. Cárdenas, J. Vargas, V. Londoño, K. Rivera, J. Home, O. Duque & A. González. 2012. Dinámica sucesional de un fragmento de bosque seco tropical del Valle del Cauca, Colombia. *Biota Colombiana*, 3(2): 66-85.
- Trucco, C. & S. Caziani. 2008. Remoción de semillas en un borde inducido por un incendio forestal en el Chaco semiárido argentino. *Ecosistemas*, 17(1): 123-133.

*Recibido octubre 24, 2016, publicado enero de 2018.*

**Apéndice 1.** Número de semillas de *Guazuma ulmifolia* removidas a lo largo del gradiente espacial borde – interior de bosque en el PNR El Vínculo, Colombia, en dos tratamientos semillas con aceite de atún y semillas control sin aceite. Rp.: Repetición. (T1, T2, T3 y T4 son los transectos evaluados).

T	Tratamiento	Rp.	-25	-12,5	-6	0	6	12,5	25	37,5	50	62,5	75	87,5	100	200	Total
T1	Aceite	1	1	1	16	0	1	3	0	3	0	7	4	3	4	0	43
		2	2	20	6	5	12	3	1	19	0	20	2	6	20	2	118
		3	3	19	0	17	0	3	4	1	2	3	0	0	9	0	61
	Control	1	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	1	1	1	7
		2	1	0	1	4	0	0	0	0	3	3	0	0	0	0	12
		3	0	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	3
T2	Aceite	1	12	1	5	7	8	10	19	5	13	14	6	20	9	3	132
		2	2	1	0	5	2	10	10	10	20	2	1	5	7	16	91
		3	0	2	15	1	20	20	20	20	20	18	19	20	13	17	205
	Control	1	0	0	0	2	0	0	2	0	3	0	0	0	2	0	9
		2	0	4	0	1	2	0	0	2	2	3	0	0	0	3	17
		3	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
T3	Aceite	1	17	20	20	8	11	13	14	11	20	20	20	20	16	230	
		2	4	20	2	20	9	6	2	14	16	15	6	0	0	0	114
		3	3	20	20	9	20	5	10	3	4	0	1	1	2	3	101
	Control	1	0	0	0	0	2	0	3	0	3	0	1	0	0	0	9
		2	0	0	8	2	5	2	20	2	3	0	3	2	2	1	50
		3	1	3	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	7
T4	Aceite	1	0	2	0	14	2	10	2	0	3	0	4	1	0	0	38
		2	20	20	20	20	20	18	20	20	20	2	20	20	20	1	241
		3	1	2	1	10	18	2	0	17	2	3	0	0	0	0	56
	Control	1	4	2	0	0	1	0	0	0	1	3	4	0	3	4	22
		2	1	0	1	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	1	6
		3	2	0	0	1	1	0	0	0	2	0	0	0	0	0	6
Total		74	138	117	126	136	108	128	129	138	113	92	99	114	68	1580	